

Tribune libre

**Les théories de l'effet fondateur, Mayr,
et la génétique des populations**

C. TERZIAN et C. BIÉMONT

*Université Lyon 1
Laboratoire de Biologie des Populations
69622 Villeurbanne, France*

Résumé

Dans cet article nous discutons des différentes théories de l'effet fondateur et proposons de les classer selon leur compatibilité. Lorsque l'on considère le contexte historique et scientifique dans lequel ces théories s'inscrivent, on remarque que les attaques récentes portées contre la théorie de Mayr résultent d'un conflit plus ancien entre celui-ci et les tenants de la génétique des populations. Notre analyse nous conduit de plus à penser que les critiques adressées à l'encontre des théories récentes de CARSON (théorie du « founder flush ») et de TEMPLETON (la « transilience » génétique) ne sont pas justifiées.

Mots clés : adaptation, spéciation, néo-darwinisme, révolution génétique.

Summary

Mayr and the founder principle

We analyse and propose a classification of the different theories of founder effect. When we consider the historical and scientific context of these theories, we note that the recent attacks on Mayr's view result from a previous conflict between Mayr and population genetic theoreticians. Moreover, we think that there is no justification for the neo-darwinian criticisms of Carson's (the founder flush theory) and Templeton's (the « genetic transilience ») recent theories.

Key words : adaptation, speciation, neo-darwinism, genetic revolution.

I. Introduction

L'évolution biologique est l'ensemble des processus dynamiques des changements génétiques. Elle se manifeste principalement à deux niveaux : le premier concerne les changements génétiques intraspécifiques, tandis que le second rend compte des diffé-

rences génétiques inter- et supraspécifiques [voir cependant GOULD (1980) pour qui les différences inter- et supraspécifiques appartiennent à deux niveaux différents].

Selon certains auteurs, ces deux niveaux relèvent de la même dynamique : un changement graduel de la fréquence des gènes dans les populations soumises à la sélection naturelle. Pour d'autres, il s'agit de deux processus découplés : les mécanismes d'adaptation et de spéciation sont de natures différentes.

C'est dans ce contexte que s'inscrit la théorie de l'effet fondateur proposée pour la première fois par MAYR en 1954. Ce modèle décrit les conditions permettant une brusque accélération des processus dynamiques des changements génétiques au sein d'une population fondée par quelques individus. La théorie de l'effet fondateur de MAYR, ou principe du fondateur, peut être considérée comme le « pendant » génétique de la théorie de la spéciation péripatrique (MAYR, 1954, 1963) selon laquelle de nouvelles espèces se forment lorsque des populations périphériques s'isolent de l'aire principale de répartition de l'espèce.

Nous présentons ici une analyse comparative des différentes théories de l'effet fondateur en nous plaçant dans le contexte historique et scientifique dans lequel ces théories s'inscrivent. Nous insistons plus particulièrement sur la théorie de MAYR et ses conflits avec les généticiens des populations.

II. Les théories de l'effet fondateur

Il existe principalement quatre variantes de l'effet fondateur, mais toutes présentent en commun le scénario suivant :

1. isolement spatial et/ou temporel de quelques individus (à la limite une femelle inséminée) ;
2. révolution génétique qui remet en cause l'ensemble fonctionnel que forment les génotypes de la population fondatrice ;
3. mise en place d'un isolement reproductif entre la population fondée et la population parentale.

A. La théorie de MAYR (1954)

La première idée forte de MAYR est que la cohésion d'une population est garantie par l'effet stabilisateur du flux génétique. Pour qu'un changement génétique radical intervienne, il est alors nécessaire de briser le flux génique, ce qui est rendu possible lorsqu'il y a isolement géographique d'une partie de la population.

La taille de la population fondatrice est alors le paramètre principal de cette théorie. En effet, les fondateurs ne constituent qu'une petite partie de l'effectif génétique (ou pool génique, *gene pool*). Si la nouvelle population fondée à partir de ces individus survit, on peut s'attendre à ce que les fréquences alléliques soient modifiées par rapport à celles d'origine. La première conséquence de l'effet fondateur est donc la perte élevée de la variabilité génétique, comme cela est illustré par la figure 1 (d'après MAYR, 1954) : les fondateurs B portent une fraction de la variation génétique de la population parentale A, et plusieurs allèles sont perdus (B à C). La variabilité est retrouvée graduellement (D) jusqu'à atteindre le niveau E.

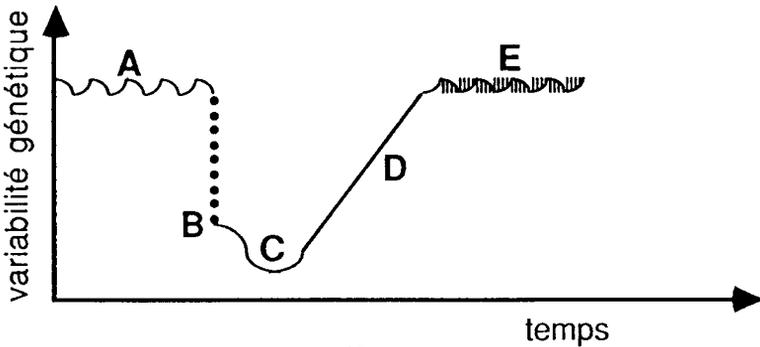


Fig. 1

Evolution de la variabilité génétique selon MAYR (1954).

A : population parentale ; B : fondateurs ; C : variabilité génétique de la population fondée au cours des premières générations ; D : augmentation de la variabilité génétique ; E : population fondée après un grand nombre de générations.

Change in genetic variability according to MAYR (1954).

A : parental population ; B : founders ; C : genetic variability of the founded population during the first generations ; D : increase of the genetic variability ; E : founded population after many generations.

De plus, le coefficient de consanguinité de la population fondée va croître au cours des premières générations. Ainsi, certains allèles récessifs, masqués chez les hétérozygotes de la population parentale ou intégrés dans des systèmes coadaptés, sont « mis à nu » à l'état homozygote, soumis à la sélection naturelle, et généralement éliminés. Cette remise en cause des systèmes coadaptés de la population parentale entraîne une perturbation de l'environnement génétique, ce qui se traduit par un changement de la valeur sélective de tous les gènes. Il s'agit donc d'un bouleversement du génome, d'une révolution génétique (*genetic revolution*). Ce modèle s'inspire en grande partie de la théorie des « pics adaptatifs » [pour une synthèse, voir WRIGHT (1977)] qui définit la notion de « complexe de gènes adaptatifs » comme une suite de gènes conférant une fitness élevée uniquement lorsque ces gènes sont ensemble.

Cette façon de résoudre le problème de la spéciation *via* la révolution génétique a conduit à de nouveaux modèles de spéciation, en particulier ceux de CARSON et de TEMPLETON.

B. L'effet fondateur selon CARSON

En 1967, CARSON énonce un modèle de spéciation fortement inspiré du principe fondateur de MAYR : il s'agit de la théorie des cycles d'expansion-catastrophe (*the flush-crash theory*), que l'on peut résumer par la figure 2. La phase *flush* représente une forte augmentation de la taille de la population due à un relâchement de la sélection (par exemple une augmentation de la quantité de nourriture). Si l'on suppose que la variabilité génétique de cette population est non négligeable, de nombreux génotypes recombinants vont être produits selon un processus analogue à celui observé lors d'hybridations interspécifiques (destruction des systèmes coadaptés puis recombinaisons). Les recombinants présentant une faible fitness pourront alors survivre du fait de la faible intensité de la sélection.

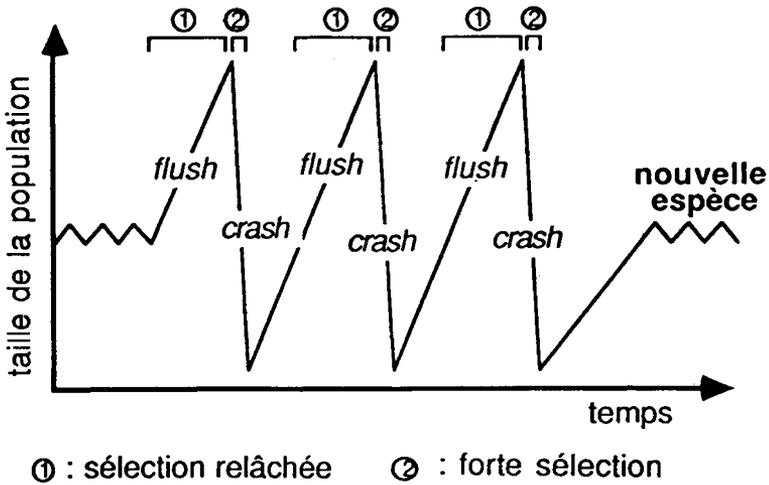


Fig. 2

La théorie « flush-crash » de CARSON (1967).

CARSON's flush-crash theory (1967).

Lorsque la population arrive au maximum de son expansion (*flush*), des facteurs dépendant de la densité interviennent (espace et nourriture par exemple), entraînant une forte augmentation de l'intensité de la sélection. La taille de la population subit une diminution drastique (*crash*), et seuls les recombinaisons les mieux adaptés contribuent à la formation de la population fondatrice. Ce scénario peut se répéter plusieurs fois, conduisant à une nouvelle espèce si la différenciation entre la nouvelle population et la population d'origine est significative.

Selon CARSON (1975) le génome est constitué d'un système ouvert et d'un système fermé. Le système ouvert est composé des gènes responsables de l'adaptation, montrant une grande variabilité, et en général indépendants les uns des autres (peu ou pas d'épistasie). Par contre, le système fermé est extrêmement conservateur, formé de gènes fortement épistatiques et pratiquement monomorphes ; c'est ce système, non soumis aux processus adaptatifs, qui détermine les caractéristiques de l'espèce. Dans ce cas, la désorganisation génétique n'a de sens, en tant que mécanisme de la spéciation, que si elle porte sur le système fermé ; CARSON n'est pas très explicite sur les modalités de cette désorganisation.

Cependant, ce modèle de CARSON a évolué, contrairement à celui de MAYR. C'est pourquoi on doit se référer aujourd'hui à une seconde théorie de CARSON appelée théorie des cycles fondateurs-expansions (*the founder-flush theory*) (CARSON & TEMPLETON, 1984).

Dans ce récent modèle, il y a tout d'abord fondation d'une population par quelques individus. La dérive génétique associée à l'effet fondateur commence par détruire le système génétique coadapté de la population parentale. Cette phase de désorganisation continue alors que la population connaît une diminution des forces sélectives, induisant un taux élevé de croissance de la population fondée. A cause de cette croissance, la variabilité génétique originale est en grande partie conservée. De

plus, le relâchement de la sélection permet l'apparition de nouveaux recombinants qui, auparavant, auraient été éliminés. La population fondée possède alors un niveau élevé de variation génétique additive résultant de la recombinaison et de l'altération des balances pléiotropiques ; ceci lui permet de répondre efficacement à d'éventuelles pressions de sélection. Du fait de la destruction des systèmes coadaptés, le spectre de la réponse à la sélection de la population fondée est plus étendu que celui de la population parentale, permettant un changement de pic adaptatif. Ce changement conduit alors à la formation d'une nouvelle espèce.

Il faut souligner que ce modèle du *founder-flush* a été utilisé par CARSON et ses collaborateurs dans le cadre de l'étude d'un cas de spéciation naissante chez une espèce de drosophile hawaïenne *Drosophila silvestris* (CARSON & BRYANT, 1979 ; SPIESS & CARSON, 1981 ; CARSON & LANDE, 1981 ; CARSON, 1985). Le système coadapté concerne le complexe polygénique responsable des caractères sexuels secondaires. Les interactions entre les gènes qui forment ce complexe (épistasie, pléiotropie et déséquilibre de liaison selon les auteurs) sont modifiés lors de la dérive génétique consécutive à la fondation. L'expression phénotypique du nouveau complexe est alors soumis à la sélection sexuelle, ce qui a pour conséquence la mise en place de barrières d'isolement reproductif pré-zygotique entre la population fondée et la population parentale.

Les différences entre les modèles *flush-crash* et *founder-crash* semblent donc suffisamment significatives pour que l'on doive se référer aux deux théories de CARSON.

C. La « transilience » génétique de TEMPLETON (the « genetic transilience »)

TEMPLETON (1980) a décrit en détail comment un effet fondateur pouvait conduire à un processus de spéciation. Pour cela, la population parentale doit être panmictique et polymorphe au niveau de complexes de gènes majeurs coadaptés présentant de fortes interactions épistatiques. Si l'effet fondateur est associé à une taille efficace de consanguinité N_e faible (*inbreeding effective size*), alors la fixation de certains de ces gènes dans la population fondée est possible. De tels événements aléatoires vont alors induire une modification des relations de pléiotropie se traduisant par le passage à un nouvel équilibre génétique, et entraînant une nouvelle pression sélective sur la population fondée : ce processus est une « transilience » génétique selon la terminologie de TEMPLETON. La population fondée doit cependant contenir une variabilité génétique relativement importante pour pouvoir répondre à la sélection. Ces conditions réunies (faible taille efficace de consanguinité et taille efficace de la variance élevée) permettent un changement de pic adaptatif conduisant la population fondée au statut de nouvelle espèce.

Le tableau 1 résume les caractéristiques principales de chaque modèle de spéciation induit par effet fondateur.

D. Comparaison des théories de l'effet fondateur

Une comparaison des théories de l'effet fondateur a été effectuée récemment par CARSON & TEMPLETON (1984) et BARTON & CHARLESWORTH (1984). Cependant, ces articles ne soulignent pas les différences entre les modèles de CARSON I et de CARSON II. La différence principale entre l'ensemble des théories de l'effet fondateur se situe au niveau du concept de révolution génétique. On distingue alors les modèles de MAYR, CARSON II et TEMPLETON et celui de CARSON I. Dans le premier groupe, c'est

TABLEAU 1

Principales caractéristiques des différentes théories de l'effet fondateur
Main characteristics of the founder effect theories

	Mayr <i>founder principle</i>	Carson I <i>flush-crash</i>	Carson II <i>founder-flush</i>	Templeton <i>genetic transilience</i>
Population parentale		apparition de nouveaux recombinants par relâchement de la sélection	panmictique et polymorphe	panmictique et polymorphe
Conséquences principales de l'E.F.	augmentation de l'homozygotie	dérive génétique	rupture des systèmes coadaptés par dérive génétique	rupture des systèmes coadaptés par dérive génétique
Source majeure de la sélection	environnement génétique	conditions externes environnementales	conditions ext. et environnement génétique	environnement génétique
Révolution génétique	consécutives à l'E.F. ; agit sur tous les locus	permanente ; agit sur le système fermé	consécutives à l'E.F. ; agit sur le système fermé polygénique	consécutives à l'E.F. ; agit sur les gènes majeurs

E.F. : effet fondateur.

l'effet fondateur *per se* qui induit une révolution génétique, alors que le modèle du *flush-crash* stipule que, du fait de l'action de la recombinaison génétique à chaque génération, les bouleversements génétiques sont permanents ; l'apparition de « nouveautés génétiques », ou nouveaux recombinants, dépend alors de l'intensité de la sélection naturelle. Il faut également souligner que la fondation est généralement unique et accidentelle dans les modèles du premier groupe, alors qu'elle est la conséquence de la sélection dans le modèle de Carson I.

Un second niveau de distinction apparaît à l'intérieur du groupe formé par MAYR, CARSON II et TEMPLETON. La révolution génétique selon MAYR affecte l'ensemble du génome et n'est réalisable que si le taux d'homozygotie de la population fondatrice est suffisamment élevé pour permettre un changement brutal de l'environnement génétique. La révolution génétique selon CARSON II et TEMPLETON ne concerne qu'une partie du génome. De plus, ces deux auteurs insistent sur le fait que la population fondatrice doit présenter une variabilité génétique non négligeable afin qu'elle puisse répondre rapidement à d'éventuelles pressions sélectives. De ce point de vue, les théories de MAYR d'une part, de CARSON II et de TEMPLETON d'autre part, sont incompatibles. Il devient ainsi possible de classer ces différents modèles en fonction de leur degré de compatibilité.

III. Discussion

« *Much of modern biology, particularly the various controversies between schools of thought, cannot be fully understood without a knowledge of the historical background of the problems.* » (MAYR, 1982).

Cette phrase résume l'objectif de ce chapitre qui tente de situer les théories de l'effet fondateur dans le contexte historique de la théorie synthétique de l'évolution (*evolutionary synthesis*). MAYR est l'un des artisans majeurs de la théorie néo-darwinienne, mais sa position scientifique actuelle semble paradoxalement marginale au sein même de cette théorie. Si nous insistons sur ce fait, c'est parce que l'on retrouve cette situation cristallisée dans les débats concernant la théorie de l'effet fondateur. Il apparaît ainsi que certaines critiques formulées à l'encontre du principe fondateur de MAYR sont en fait dirigées contre sa position scientifique au sein de la théorie synthétique.

Afin d'illustrer ce propos, nous effectuerons un rapide survol de la biographie de MAYR (1980), en insistant sur les points principaux qui ont déterminé sa conduite scientifique.

A. MAYR et la génétique des populations

Notre vision des rapports entre MAYR et la génétique des populations résulte principalement de la lecture d'articles et en particulier des comptes rendus de certaines discussions ayant eu lieu lors de conférences, et non d'une connaissance personnelle des différents protagonistes. Certaines personnes ayant personnellement vécu ces débats pourront donc ne pas être en accord avec notre position.

Lors de l'élaboration de la théorie synthétique de l'évolution pendant les années 1950, de nombreux scientifiques, dont une majorité de généticiens, partageaient l'idée de DOBZHANSKY (1955) selon laquelle la synthèse évolutionniste résultait principalement de la génétique théorique des populations :

« *The foundations of population genetics were laid by mathematical deductions from basic premises contained in the works of MENDEL and MORGAN and their followers. HALDANE, WRIGHT and FISHER are the pioneers of population genetics.. this is theoretical biology at its best, and it has provided a guiding light for rigorous quantitative experiment and observation.* »

Cette vision de la théorie déplaisait évidemment à MAYR (1959). Il considérait que l'approche consistant à envisager l'adaptation et l'évolution comme le résultat de changements de fréquences géniques était une représentation erronée de la réalité biologique. MAYR nomma ironiquement cette approche la génétique du « sac de haricots » (*bean-bag genetics*). C'est sans doute à partir de cet article que le conflit entre MAYR et les théoriciens de la génétique des populations débuta. Et lorsque MAYR s'engagea sur le terrain de la génétique des populations en énonçant le principe fondateur, ces mêmes théoriciens profitèrent de cette occasion pour attaquer les positions de MAYR. Les hostilités débutèrent avec LEWONTIN (1965) qui dénonça la confusion qui régnait chez MAYR entre variété allélique et hétérozygotie. Plus récemment, LEWONTIN (1980) déclarait au cours d'une conférence à laquelle était également présent MAYR :

« ... most of the theory was not incorporated correctly into the thinking of most experimentalists. »

Cette critique deviendra le leitmotiv des adversaires de MAYR :

« *Neglect of basic quantitative considerations left certain ambiguities and errors in Mayr's theory.* » (LANDE, 1980).

« *His (MAYR) own newer population genetics... was entirely verbal and lacked any quantitative treatment.* » (KIMURA, 1983).

Ces critiques s'amplifièrent lorsque certains partisans de la théorie des équilibres ponctués (ELDREDGE & GOULD, 1972 ; GOULD, 1980) firent référence à la théorie de MAYR pour donner une explication génétique aux brusques changements observés (WILLIAMSON, 1981 ; STANLEY, 1982 ; DE BONIS, 1983).

Cependant, plusieurs travaux théoriques ont montré que le schéma des équilibres ponctués pouvait être expliqué par l'approche « classique » de la génétique des populations (KIRKPATRICK, 1982 ; LANDE, 1985 ; NEWMAN *et al.*, 1985 ; MILLIGAN, 1986) remettant en cause l'opinion selon laquelle seules les contraintes développementales peuvent rendre compte des périodes de stases morphologiques (MAYR, 1963 ; GOULD & LEWONTIN, 1979 ; GOULD, 1980). Ainsi, la théorie de l'effet fondateur, qui trouvait en partie sa justification dans la théorie des équilibres ponctués, n'avait plus de raison d'être, conformément à l'opinion de certains généticiens des populations (LANDE, 1980 ; CHARLESWORTH & SMITH, 1982 ; CHARLESWORTH *et al.*, 1982 ; BARTON & CHARLESWORTH, 1984).

En fait, dans la plupart de ces critiques, c'est la théorie de l'effet fondateur et son association avec la théorie des équilibres ponctués qui sont considérées, et non les théories de l'effet fondateur. Or, nous venons de voir qu'une grande différence existe entre les modèles proposés par MAYR, CARSON et TEMPLETON. Si l'on ne tient pas compte de cette différence, les ambiguïtés relevées par les généticiens des populations dans le modèle de MAYR, par exemple, se répercutent sur les autres modèles. Or, nous suggérons dans le paragraphe suivant que les modèles de CARSON II, c'est-à-dire la théorie du *founder-flush*, et de TEMPLETON doivent être considérés comme une approche néo-darwinienne des effets fondateurs.

B. La théorie « *founder-flush* » : une approche néo-darwinienne des effets fondateurs

Nous avons souligné précédemment qu'une distinction devait être faite entre les modèles *flush-crash* et *founder-flush* de CARSON. En effet, depuis la publication d'un cas de spéciation naissante chez *Drosophila silvestris* (CARSON & BRYANT, 1979), des modifications d'ordre sémantique se produisirent dans les interprétations de CARSON *et col.*, conduisant à une transcription néo-darwinienne de l'effet fondateur :

« ... *mating discrimination and the system of selection associated with it are operating on a genetically complex balanced polymorphism... a major reorganisational shift in this balance may occur if the population undergoes selective change and random genetic drift after reduction in effective population size.* » (SPIESS & CARSON, 1981).

Parallèlement, LANDE (1981) proposa un modèle de spéciation par sélection sexuelle sur des caractères polygéniques. Son modèle décrit des mécanismes génétiques permettant d'initier rapidement la spéciation par divergence de caractères sexuels secondaires, fournissant ainsi un second modèle pour analyser le cas de spéciation

naissante chez *D. silvestris* (CARSON & BRYANT, 1979 ; SPIESS & CARSON, 1981). CARSON & LANDE (1981) montrèrent alors que le processus mis en évidence chez *D. silvestris* était déterminé polygéniquement. Récemment, CARSON (1985) a une fois de plus souligné le rôle de la dérive génétique et de la sélection sexuelle en tant que mécanismes capables d'altérer l'environnement génétique, c'est-à-dire de provoquer une révolution génétique. Ainsi, il nous semble que les critiques de CHARLESWORTH *et al.* (1982) et de BARTON & CHARLESWORTH (1984) concluant à une incompatibilité de l'effet fondateur avec les bases fondamentales de la théorie néo-darwinienne devraient être modulées.

IV. Conclusion

En conclusion, nous soulignons que la théorie de MAYR est globalement incompatible avec les concepts de la génétique des populations. On comprend alors la raison qui a conduit MAYR (1982) à revendiquer une « théorie de la génétique des espèces » mieux adaptée selon lui à l'étude de la spéciation (cette conception n'accepte-t-elle pas implicitement un découplage entre micro- et macroévolution ?). MAYR a ainsi échoué dans sa tentative de former une théorie génétique de l'effet fondateur. Cette situation peut paraître paradoxale si l'on considère que MAYR a été l'un des principaux artisans de la théorie néo-darwinienne, et pose la question de savoir si la proposition selon laquelle « tout ce qui n'est pas conforme à la théorie de la génétique des populations est incompatible avec le néo-darwinisme » est acceptable.

Un second point de discussion concerne la possibilité d'éprouver les théories de l'effet fondateur. Les résultats provenant des populations naturelles (colonisation par exemple) sont controversés car il n'est pas facile de distinguer le rôle de nouvelles pressions sélectives de celui de l'effet fondateur *per se* (BARTON & CHARLESWORTH, 1984). La mise en place de tests expérimentaux est alors nécessaire, mais il existe peu de travaux se référant directement à la révolution génétique (TEMPLETON, 1979 ; voir TERZIAN, 1986 pour une revue). Cependant, deux travaux récents ont remis sur le devant de la scène le rôle de l'effet fondateur, soulignant le manque de réalisme des modèles additifs trop souvent utilisés en génétique des populations (BRYANT *et al.*, 1986 ; GOODNIGHT, 1987). Ceci intervient à un moment où la théorie de la génétique des populations apparaît de plus en plus comme le paradigme de l'étude de l'évolution. Les théories de l'effet fondateur deviennent ainsi l'un des terrains privilégiés du débat évolutionniste.

Reçu le 29 janvier 1987.

Accepté le 17 juin 1987.

Remerciements

Nous souhaitons remercier J.R. DAVID et un lecteur anonyme pour leurs commentaires.

Références bibliographiques

- BARTON N.H., CHARLESWORTH B., 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**, 133-164.
- BRYANT E.H., MCCOMMAS S.A., COMBS L.M., 1986. The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in the housefly. *Genetics*, **114**, 1191-1211.
- CARSON H.L., 1967. The population flush and its genetic consequence. In : LEWONTIN R.C. (ed.), *Population biology and evolution*, 123-138, Syracuse University Press, Syracuse, New York.
- CARSON H.L., 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Am. Nat.*, **109**, 83-92.
- CARSON H.L., 1985. Genetic variation in a courtship-related male character in *Drosophila silvestris* from a single Hawaiian locality. *Evolution*, **39**, 678-686.
- CARSON H.L., BRYANT P.J., 1979. Change in a secondary sexual character as evidence of incipient speciation in *Drosophila silvestris*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **76**, 1929-1932.
- CARSON H.L., LANDE R., 1981. Inheritance of a secondary sexual character in *Drosophila silvestris*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **81**, 6904-6907.
- CARSON H.L., TEMPLETON A.R., 1984. Genetic revolution in relation to the speciation phenomenon : the founding of new populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**, 97-131.
- CHARLESWORTH B., LANDE R., SLATKIN M., 1982. A neo-darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36**, 474-498.
- CHARLESWORTH B., SMITH D.B., 1982. A computer model of speciation by founder effect. *Genet. Res. Camb.*, **39**, 227-236.
- DE BONIS L., 1983. L'évolution des primates supérieurs : un équilibre d'équilibres ponctués ? In : CHALINE J. (éd.), *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, 67-72, C.N.R.S., Paris.
- DOBZHANSKY T., 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **20**, 1-15.
- ELDRIDGE N., GOULD S.J., 1972. Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In : SCHOPF T.J.M. (ed.), *Models in paleobiology*, 82-115, Freeman Cooper, San Francisco.
- GOODNIGHT C.J., 1987. On the effect of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution*, **41**, 80-87.
- GOULD S.J., 1980. Is a new and general theory of evolution emerging ? *Paleobiology*, **6**, 119-130.
- GOULD S.J., LEWONTIN R., 1979. The spondyls of San Marco and the Panglossian paradigm : a critique of the adaptationist program. *Proc. R. Soc. Lond., B.*, **205**, 581-598.
- KIMURA M., 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. 367 p., Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- KIRKPATRICK M., 1982. Quantum evolution and punctuated equilibria in continuous genetic characters. *Am. Nat.*, **119**, 833-848.
- LANDE R., 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Am. Nat.*, **116**, 463-479.
- LANDE R., 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **78**, 3721-3725.
- LANDE R., 1985. Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82**, 7641-7645.
- LEWONTIN R., 1965. Discussion de la communication du D^r HOWARD. In : BAKER H.G., STEBBINS G.L. (ed.), *The genetics of colonizing species*, 481-484, Academic Press, New-York.
- LEWONTIN R.C., 1980. Theoretical population genetics in the evolutionary synthesis. In : MAYR E., PROVINE W.B. (ed.), *The evolutionary synthesis*, 58-68, Harvard University Press, Camb., Mass. and London.
- MAYR E., 1954. Change of genetic environment and evolution. In : HUXLEY J. (ed.), *Evolution as a process*, 157-180, Allen et Unwin, London.
- MAYR E., 1959. Where are we ? *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **24**, 1-14.

- MAYR E., 1963. *Animal species and evolution*. 797 p., Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MAYR E., 1980. How I became a Darwinian. In : MAYR E., PROVINE W.B. (ed.), *The evolutionary synthesis*, 413-423, Harvard University Press., Camb., Mass. and London.
- MAYR E., 1982. *The growth of biological thought*. 974 p., Harvard University Press, Camb., Mass.
- MILLIGAN B.G., 1986. Punctuated evolution induced by ecological change. *Am. Nat.*, **127**, 522-532.
- NEWMAN C.M., COHEN J.E., KIPNIS C., 1985. Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria, *Nature*, **315**, 400-401.
- SPIESS E.B., CARSON H.L., 1981. Sexual selection in *Drosophila silvestris* of Hawaii. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **78**, 3088-3092.
- STANLEY S.M., 1982. Macroevolution and the fossil record. *Evolution*, **36**, 460-473.
- TEMPLETON A.R., 1979. The unit of selection in *Drosophila mercatorum*. 2. Genetic revolution and the origin of coadapted genomes in parthenogenetic strains. *Genetics*, **92**, 1265-1282.
- TEMPLETON A.R., 1980. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics*, **94**, 1011-1038.
- TERZIAN C., 1986. *L'effet fondateur ; analyse expérimentale chez Drosophila melanogaster*. Thèse doctorale, Université de Lyon.
- WILLIAMSON P.G., 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*, **293**, 437-443.
- WRIGHT S., 1977. *Evolution and genetics of populations*, vol. 3. 613 p., Univ. Chicago Press, Chicago, IL.